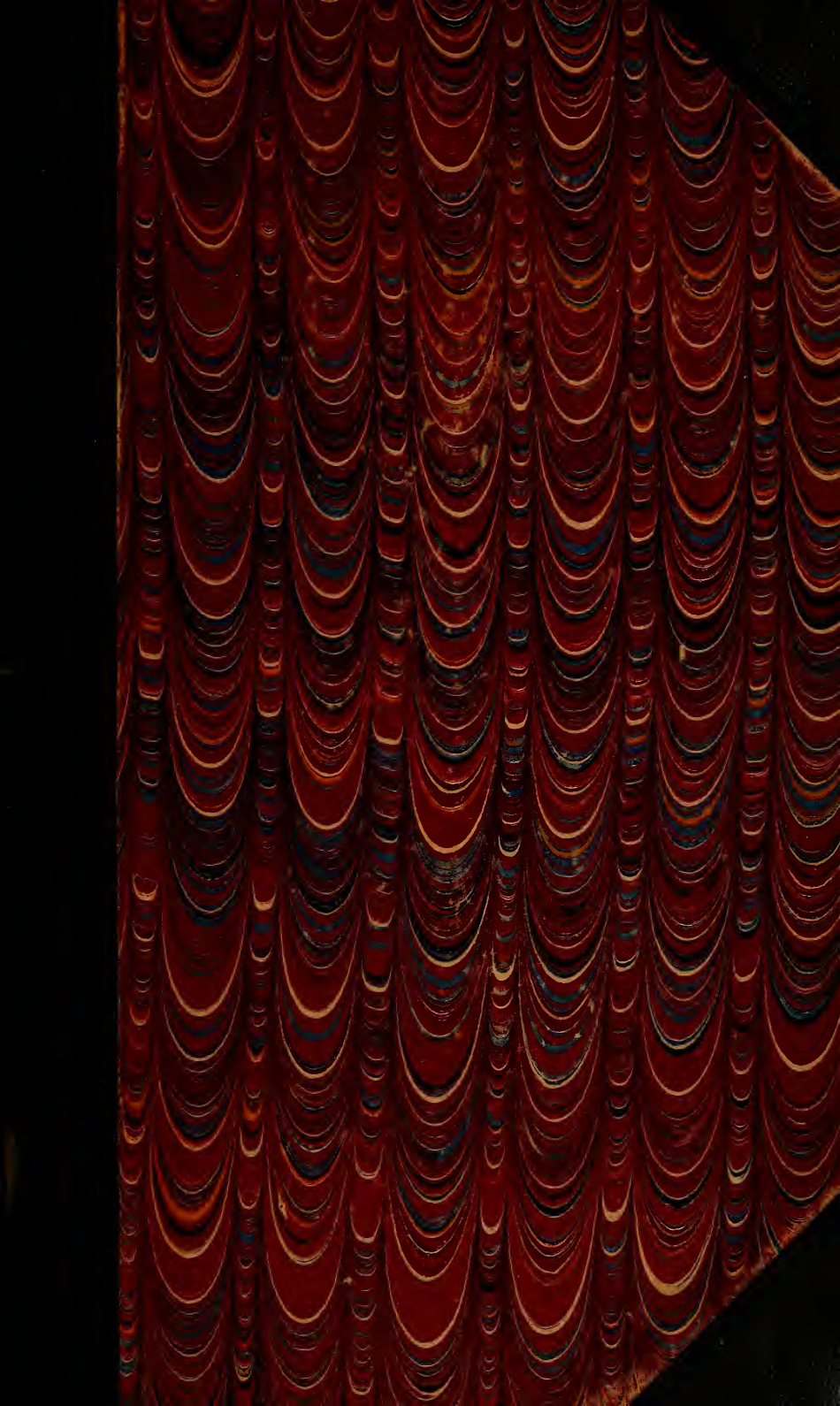


.833.F

A 19.C.1863.2

Harvard Medical School

Bowditch Library
Transferred to Central Library
July 1929
The Gift of

Prof. Henry P. Bowditch

T.S
Dr. H. P. Bowditch,
HARVARD MEDICAL SCHOOL
BOSTON, MASS.

Physiologische Studien

über die

Hemmungsmechanismen

für die

Reflexthätigkeit des Rückenmarks

im

Gehirne des Frosches.

Von

Dr. J. Setschenow,

Professor der Physiologie in St. Petersburg.

Berlin, 1863.

Verlag von August Hirschwald.

Unter den Linden No. 68.

833.8

LIBRARY OF THE
HARVARD MEDICAL SCHOOL
A 19.C.1863.2

Herrn

Professor C. Ludwig,

seinem hochgeehrten Lehrer und Freunde

widmet aus Dankbarkeit

der Verfasser.

Digitized by the Internet Archive
in 2010 with funding from
Open Knowledge Commons and Harvard Medical School

http://www.archive.org/details/physiologischest00sech

Bei der vorliegenden Untersuchung ging ich von der Hypothese des hemmenden Einflusses des Gehirns auf die reflectorische Thätigkeit des Rückenmarks aus. Diese Hypothese ist bekanntlich eine von den zwei möglichen Erklärungsweisen für die Zunahme von Reflexbewegungen in Folge der Köpfung eines Thieres.*) Zur weiteren Unterstützung dieser Hypothese kann noch die von Ed. Weber zuerst mit gewissem Recht (wegen seiner berühmten Entdeckung des hemmenden Einflusses des Vagus auf das Herz) ausgesprochene Idee angeführt werden, wonach der Wille, dessen Sitz gewöhnlich im Gehirn angenommen wird, einen hemmenden Einfluss auf die Reflexbewegungen des Rückenmarks auszuüben im Stande ist.

---

*) Die andere Hypothese kann so ausgedrückt werden: die Fortpflanzung der sensitiven Reizung, mit welcher jede Reflexerscheinung beginnt, muss als ein materieller Bewegungsvorgang betrachtet werden, und insofern muss dessen Effect, d. h. die reflectorische Bewegung, jedesmal an Intensität gewinnen, wenn die ursächliche sensitive Bewegung an Extension abnimmt. Bei der Köpfung eines Thieres ist aber das Letztere immer der Fall.

Jedenfalls ist es aber klar, dass diese Hypothese das Vorhandensein der hemmenden Mechanismen im Gehirne voraussetzt. Diese zu finden, sie zur Anschauung zu bringen, war meine nächste Aufgabe. Ich musste also das Gehirn des Thieres zergliedern, jeden einzelnen Theil desselben in Bezug auf seine Wirkung auf die Rückenmarksreflexe prüfen, mit einem Worte, ich war genöthigt, grobe Eingriffe in einen so zarten Mechanismus, wie es das Gehirn ist, anzuwenden. Die Resultate solcher Versuche mussten mir natürlich von vorne her bedenklich erscheinen; ein strenges Ueberlegen führte mich jedoch bald zur Ueberzeugung, dass diese scheinbar groben Versuche auf denselben, wenn nicht grösseren, Grad von Vertrauen Ansprüche machen können, welchen die Physiologen den Erscheinungen am Rückenmark in Folge seiner Verletzungen zu schenken pflegen.

In der That

1) habe ich es nur mit solchen Vorgängen im Rückenmark zu thun, welche ganz unabhängig vom Gehirn geschehen können, und vom letzteren aus nur in gewissem Grade beeinflusst werden; und eben deswegen
2) bin ich der Meinung, dass, wenn es sich um Reflexerscheinungen im Rückenmark handelt, die Eingriffe ins Gehirn weniger bedenklich sind, als die in das Rückenmark selbst.

Das will ich an ein Paar Beispielen erläutern.

Wenn man dem Frosche die Hemisphären abschneidet, so sieht man keine merkliche Veränderung in dem äusseren Benehmen des Thieres, d. h. in allen seinen Bewegungen. Es treten dagegen tiefe Störungen der Motilität ein, wenn das Rückenmark des Frosches durchschnitten wird; das Thier liegt einige Zeit bewegungslos da. Fast dasselbe lässt sich sagen, wenn man die Einwirkung des letzteren Schnittes mit irgend welchem anderen Schnitte in das Gehirn zusammenstellt. Es folgt augenscheinlich hieraus, dass die Hirnverletzungen in Bezug auf Rückenmarksreflexe in der That weniger bedenklich sind, als operative Eingriffe in das Rückenmark selbst. Wenn also alle Physiologen ohne Ausnahme die in Folge der Köpfung des Thieres eintretenden Erscheinungen mit reinem Gewissen als Verstärkung der Reflexbewegung anerkennen, so müssen sie dasselbe Vertrauen auch den von mir beobachteten Erscheinungen schenken.

Nachdem auf diese Weise die gegen die Methode im Allgemeinen möglichen Einwände beseitigt worden sind, gehe ich zur Darstellung ihrer Einzelnheiten über.

Die Existenz der Hemmungsmechanismen im Froschhirne wird auf dreifache Weise bewiesen:

1) durch Einschnitte in die Hirnmasse an verschiedenen Stellen,
2) durch chemische oder electrische Reizung verschiedener Hirntheile, und

3) durch Erregung des Gehirns auf physiologischem Wege.

In allen diesen Fällen bediente ich mich behufs der Reizung, um die zu beobachtenden Reflexbewegungen hervorzurufen, des von Türck für Frösche angegebenen Verfahrens (Ueber den Zustand der Sensibilität nach theilweiser Trennung des Rückenmarks, 1850). Es besteht bekanntlich im Eintauchen einer der hinteren Pfoten eines Frosches, welcher vertical aufgehängt ist, in eine schwache wässerige Lösung von Schwefelsäure, und in der Bestimmung der Zeitdauer, während welcher die Pfote in der Flüssigkeit ruhig liegen bleibt. Zum letzteren Zwecke bediente ich mich des Metronoms, welcher 100 Schläge per 1′ schlug. Diese Zeitdauer giebt einen Zahlenausdruck für das in einem gegebenen Falle vorhandene Reflexvermögen des Rückenmarks.

Es wäre vollkommen nutzlos, hier den Werth der Türck'schen Methode zu discutiren, da es von ihm selbst geschah, indem er eine vollkommene Uebereinstimmung der auf diese Reizungsweise erhaltenen Resultate mit denjenigen fand, welche mittelst der mechanischen Compression der Pfoten erhalten worden waren. Ich kann zu dem Gesagten nur hinzufügen, dass in meinen Versuchen diese Uebereinstimmung ebenfalls existirt, vorausgesetzt, dass das Zusammendrücken der Pfote zwischen den Fingern des Beobachters nicht plötzlich stark, sondern allmälig verstärkend geschehe. Es muss

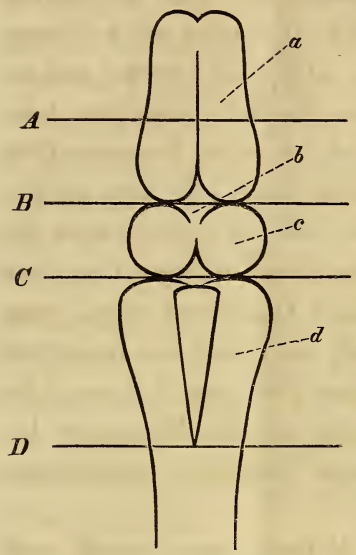
weiter in Bezug auf die Stärke der sauren Lösung bemerkt werden, dass das Gelingen der Versuche davon in hohem Grade abhängig ist. Und das begreift sich leicht, wenn man bedenkt, dass es sich bei diesen Versuchen um eine mehr oder minder starke, und nie um eine totale Depression des Reflexvermögens handelt. Türck macht schon bei seinen Versuchen über Hyperästhäsie dieselbe Bemerkung. Es kann als Regel angenommen werden, dass die Concentration der sauren Lösung zweckentsprechend ist, wenn diese einen klar ausgesprochenen sauren Geschmack zeigt, wenn weiter in einem Vorversuch der Frosch mit transversal halbirten Hemisphären seine Pfote eine Zeit von 7 bis 20 Metronomslängen ruhig in der Flüssigkeit liegen lässt. Dieser Versuch muss nie vernachlässigt werden.

In Bezug auf die Methode muss endlich noch gesagt werden, dass ich in allen meinen Versuchen am Frosche das Gehirn und das Rückenmark blossgelegt habe. Ich will die Möglichkeit nicht bestreiten, die Nervenmassen in einem vorausbestimmten Punkte durch die Knochendecken durchschneiden zu können, doch weiss ich aus Erfahrung, dass man unter dieser Bedingung nie sicher sein kann, dass die Durchschneidung vollkommen gelungen sei.

Indem ich jetzt zur ersten Reihe meiner Versuche am Frosche übergehe, erlaube ich mir zunächst einige Worte über das äussere Aussehen des Froschhirnes,

wenn es von oben her betrachtet wird. (Fig. 1.)

Fig. 1.



a die Hemisphären.
b thal. opt.
c die Vierhügel.
d das verläng. Mark.
A B C D die Stellen der Schnitte.

Diese kurze Schilderung ist für das leichtere Verständniss meiner Versuche unbedingt nothwendig.

Der vordere Theil der Schädelhöhle ist von den Hemisphären ausgefüllt, deren obere Fläche für einen transvers. Schnitt keinen characteristisch. Punkt darbietet. Deshalb, wenn unten vom Schnitte in die Hemisphären die Rede sein wird, mag sich der Leser denselben immer so ausgeführt vorstellen, dass er die Hemisphären in zwei ungefähr gleiche Hälften theilt. Zwischen den Hemisphären und den Vierhügeln sind in einem kleinen rhomboidalen Raume die thalami optici u. gl. pineal. zusammengedrängt (nach Eoker's Icones physiologicae). Die nächstfolgenden Vierhügel sind zwei sphärische Körper, deren hintere Gränze (mit dem verlängerten Mark) sehr deutlich durch eine pigmentirte Linie markirt ist. Die obere Fläche

des danach folgenden verlängerten Markes bietet für den Querschnitt nur einen einzigen constanten Punkt dar — das hintere Ende der Rautengrube. Die Durchschnitte des Gehirns fielen also in meinen Versuchen in die Mitte der Hemisphären, in die gemeinsame Gränze seiner drei Haupttheile, und dicht hinter den vierten Ventrikel.

§. 1.

Erfolge der Hirndurchschneidungen.

Es müssen bei Hirndurchschneidungen zwei Momente ins Auge gefasst werden: die Entziehung der bleibenden Nervenmassen dem Einflusse derjenigen, welche durch den Schnitt entfernt worden sind, und die mechanische Reizung des Gehirns, besonders in der Nähe des Schnittes. Der erste Erfolg ist augenscheinlich dauernd, der zweite dagegen vorübergehend. Das erste Moment konnte ich nicht ausbeuten, insofern in allen meinen Versuchen die Nervencentra blossgelegt waren, und sich folglich in einer für langandauernde Beobachtungen ungünstigen Lage befanden. Die weiter unten mitzutheilenden Beobachtungen beziehen sich also nur auf die unmittelbaren Folgen der Schnitte.

Um sich eine Vorstellung über die Wirkung eines beliebigen Schnittes ins Gehirn auf das Reflexvermögen des Rückenmarks bilden zu können, muss natürlich diese Wirkung mit einem unter anderen Bedingungen bestimmten Reflexvermögen, das als Norm

betrachtet werden könnte, verglichen werden. Es wäre unstreitig am natürlichsten, zu dieser Norm das bei unverletztem Gehirn bestehende Reflexvermögen des Thieres anzunehmen. Leider ist diese Grösse zu schwankend; so dass ich genöthigt war, das Reflexvermögen des Thieres nach Durchschneidung der Halbkugeln als relative Norm anzunehmen. Mit dieser Grösse werden die Erfolge aller übrigen Schnitte verglichen.

Der Versuch gestaltet sich folglich so: nachdem dem Frosche die Nervencentra blossgelegt sind, und das Thier vertical aufgehängt ist, werden die Halbkugeln quer halbirt, und gleich darauf das Reflexvermögen des Thieres einige Male hintereinander in beiden Beinen bestimmt. Hierauf wird der zu untersuchende Schnitt geführt, und wieder die Bestimmung des Reflexvermögens mittelst Säurereizung vorgenommen. Ich kam auf diese Weise zu folgenden Resultaten:

1. Der Schnitt in die Sehhügel (zwischen den Halbkugeln und den Vierhügeln) bewirkt eine sehr starke Depression des Reflexvermögens, welche gewöhnlich erst im Verlaufe von 5′ — 10′ verschwindet. Ich führe als Beispiel einen Versuch an, wo diese Depression die gewöhnlich zu beobachtende Stärke besitzt; dann einen anderen, wo diese Depression in Folge der zu concentrirt angewandten Säurelösung nicht beobachtet werden konnte.

Linkes Bein.	Rechtes Bein.
Schnitt in die Halbkugeln.	
Nach 10 Metronomschlägen eine Reflexbewegung.	Nach 10 Metronomschlägen eine Reflexbewegung.
Schnitt in die thalami optici.	
„ 80 Metr.-Schl. keine.	„ 80 Metr.-Schl. keine.
5 Minuten später.	
„ 60 „ „ Bewegungen.	„ 58 „ „ Bewegungen.
5 Minuten später.	
„ 23 „ „ Bewegungen.	„ 10 „ „ Bewegungen.
Schnitt in die Halbkugeln.	
Nach 5 Metr.-Schl. Bewegungen.	Nach 5 Metr.-Schl. Bewegungen.
„ 5 „ „ Bewegungen.	„ 5 „ „ Bewegungen.
Schnitt in die thalami optici.	
„ 5-6 „ „ Bewegungen.	„ 5-6 „ „ Bewegungen.
„ 5-6 „ „ Bewegungen.	„ 5-6 „ „ Bewegungen.

Ich habe mich im letzteren Falle durch einen Vorversuch überzeugt, dass der gebrauchten Säurelösung eine relativ beträchtliche Wassermenge zugesetzt werden konnte, ohne dass die Zahl 5, welche die Stärke des Reflexvermögens ausdrückt, dadurch im Mindesten geändert worden wäre. Ich wiederhole es also noch einmal: Säurelösungen, welche die Reflexbewegungen zu rasch auslösen, dürfen zu den in Rede stehenden Versuchen nicht angewandt werden.

2. In Folge des Schnittes zwischen den Vierhügeln und der medulla oblongata nimmt das Reflexvermögen, bezogen auf das als relative Norm angenommene, immer zu. Diese Steigerung der Reflexthätigkeit entwickelt sich gewöhnlich im Verlaufe von 1′ — 2′.

Schnitt in die Halbkugeln.

13	9

Schnitt zwischen Vierhügel und med. obl.

15	7
5	3
2	2

3. Der Erfolg des Schnittes hinter der Rautengrube ist in allen Beziehungen dem der vorigen Nummer gleich, nur stellt sich hier die Steigerung des Reflexvermögens, wenn möglich, noch rascher als im vorigen Falle ein.

Schnitt in die Halbkugeln.

32	19
17	15
16	15

Schnitt hinter die Rautengrube.

6	6
4	3
3	2

4. Alle die aufgezeichneten Erscheinungen können an einem und demselben Frosche beobachtet werden, wenn man nur der nach dem Schnitte in die thalami optici herabgesetzten Reflexthätigkeit des Thieres die zur Erholung nöthige Zeit giebt; sonst verlängert sich dieser Zustand der Reflexdepression bis nach dem Schnitte zwischen den Vierhügeln und dem verlängerten Mark. Es muss aber bemerkt werden, dass diese Vorsichtsmaassregel nicht nothwendig ist, wenn dem Schnitte in die thalami optici der in das verlängerte Mark hinter der Rautengrube unmittelbar nachfolgt.

Man sieht hieraus den wesentlichen Unterschied zwischen dem Effecte der letztgenannten Durchschneidung und dem Erfolge des Schnittes an der Gränze zwischen corpus quadrigeminum und medulla oblong. Zwei nächstfolgende Versuche mögen zur Erläuterung des Gesagten dienen:

Halbirung der Hemisphären.

8	7-8
9	6
11	7

Schnitt in die Hemisphären niedriger.

8	7
15	8

Schnitt in die thalami optici.

100 keine Beweg.	100 keine Beweg.

7 Minuten später.

70 keine Beweg.	70 keine Beweg.

Schnitt hinter die thalami optici.

70 keine Beweg.	70 keine Beweg.

3 Minuten später.

7-8	7-8

Schnitt unter die Rautengrube.

6	4-5
5-6	3-4

Nervencentra unverletzt.

38	37

Schnitt in die thalami optici.

100 keine Beweg.	100 keine Beweg.

5 Minuten später.

100 keine Beweg.	72 Reflexbeweg.

Schnitt unter die Rautengrube.

24	27

1 Minute später.

11	11

Indem diese beiden Versuche die Verhältnisse zwischen dem Schnitte an der oberen Gränze des verlängerten Markes und dem unterhalb der Rautengrube geführten ins Licht setzen, begründen sie zugleich zwei neue und wichtige Thatsachen.

5. Die Depression des Reflexvermögens im Rückenmark in Folge der Durchschneidung der thalami optici existirt auch für den Fall, wo der Erfolg dieser Durchschneidung auf das wirklich normale Reflexvermögen (d. h. bei unverletzten Nervencentris) des Frosches bezogen wird. Ich muss jedoch gestehen, dass dieses Resultat nicht constant ist; auf zwanzig derartige Versuche sind mir vier misslungen. Da die Zahl der negativen Resultate verhältnissmässig zu gross war, so glaubte ich diesen Umstand zuerst durch die Annahme erklären zu können, dass vielleicht die Halbirung der Hemisphären eine Steigerung des normalen Reflexvermögens mit sich führt. Directe Versuche haben aber diese Voraussetzung nicht bestätigt. Ich bekam in Folge dieses Schnittes unbedeutende Schwankungen des normalen Reflexvermögens, eben so oft nach oben als nach unten. Es bleibt mir also Nichts übrig, als den in Rede stehenden Satz nur als bedingungsweise gültig anzunehmen. Eine von den unbekannten Bedingungen dieser Erscheinung glaube ich jedoch erfasst zu haben. Sie besteht wohl in dem Experimentiren bei so niedrigen

Temperaturen (6° — 8° über 0°), wo dieEmpfindlichkeit der Froschhaut für die Säure abgeschwächt ist. Unter solchen Bedingungen ist das Gelingen der Versuche kaum zu erwarten.

6. Die zweite Thatsache, welche aus den oben angeführten Versuchen hervorgeht, ist die Gleichgültigkeit (in Bezug auf das Reflexvermögen des Rückenmarks) der Höhe, in welcher die Schnitte durch die untere Hälfte der Hemisphären geführt werden. Directe Versuche ergaben dasselbe auch in Bezug auf die Durchschneidungen der Halbkugeln in deren oberer Hälfte, so dass man im Allgemeinen sagen kann: die Hemisphären scheinen keinen einzigen Punkt darzubieten, von wo aus die Durchschneidung dieser Hirntheile eine Depression des Reflexvermögens nach sich ziehen würde.*)

7. Um die Reihe der Hirndurchschneidungen zu vervollständigen, bleibt mir nur noch der Einwirkung des Schnittes in die Substanz der Vierhügel selbst zu erwähnen übrig. Dieselbe ist dem Erfolge des Schnittes in die thalami optici vollkom-

*) Bei dieser Gelegenheit muss ich zweier von mir beobachteter Fälle erwähnen, wo die Depression des Reflexvermögens nach Durchschneidung der thalami optici deswegen ausblieb, weil die Ebene des Schnittes zu weit nach vorne geneigt war. Ich brauchte in diesen zwei Fällen nur ein kleines Stück von den thal. opt. durch einen neuen Schnitt abzutragen, damit die Depression in der gewöhnlichen Stärke hervorträte.

men ähnlich, man mag sie auf das normale oder das relativ normale Reflexvermögen des Thieres beziehen.

10 Minuten nach Durchschneidung der thalami optici.

23	10

Schnitt in die Substanz der Vierhügel.

70 nichts.	70 nichts.

5 Minuten später.

70 nichts.	70 nichts.

5 Minuten später.

54 Beweg.	60 Beweg.

Hirn unverletzt.

22	17
8	11

Schnitt in die Substanz der Vierhügel.

60 nichts.	60 nichts.

5 Minuten später.

16 Beweg.	15 Beweg.

Wenn man nun alle die Ergebnisse der Hirndurchschneidungen zusammenstellt, so ist leicht zu ersehen, dass die Depression des Reflexvermögens des Rückenmarks nur in Folge der Schnitte unmittelbar vor — oder in die Substanz der Vierhügel selbst zum Vorschein kommt; dass weiter der Schnitt unmittelbar hinter den Vierhügeln denselben Erfolg, aber nur bedingungsweise, nach sich zieht.

Dieser Schluss ist natürlich nichts weiter, als ein allgemeiner Ausdruck für rohe Thatsachen. Den inneren Sinn bekommt er erst dann, wenn alle die Um-

stände, welche jeden einzelnen Schnitt in die Hirnsubstanz begleiten, in Bezug auf ihren möglichen Einfluss auf das Reflexvermögen des Rückenmarks erforscht sein werden. Ich gehe nun zur Untersuchung dieser Reihe von Fragen über.

Halbirung der Halbkugeln. Die Motilität des Thieres bleibt unverändert. Blutung unbedeutend. In den Schnitt fällt nur ein einziger Zweig des trigeminus, welcher zum Gesichte geht (nach Ecker's Icon. physiol.).

Schnitt durch die thalami optici. Die Motilität ist gestört. Die Prostration des Thieres ist jedoch vorübergehend, — verschwindet gewöhnlich innerhalb der zwei ersten Minuten. Man beobachtet ausserdem häufig eine gewisse Steifheit in den Muskeln des Thieres nach dieser Durchschneidung. Aber auch diese Erscheinung geht schnell vorüber. Die Blutung ist stark. Folgende Nerven werden immer durchschnitten: ram. ophthalmicus trigemini, trochlearis, oculomotorius und opticus. Letzterer Nerv immer hinter dem chiasma.

Schnitt zwischen den Vierhügeln und dem verlängerten Mark. Die Prostration des Thieres ist viel bedeutender als im vorigen Falle und ohne Muskelsteifheit. Im Uebrigen ist dieser Fall dem vorigen vollkommen ähnlich.

Durchschneidung des Rückenmarks unterhalb der Rautengrube. Prostration sehr stark.

Blutung unbedeutend. Die Hirnnerven bleiben unverletzt.

Wenn man nun diese Reihe von Thatsachen durchsieht, so ist leicht zu bemerken, dass:

a) die Depression des Reflexvermögens des Rückenmarks in keinem Zusammenhang mit der Prostration des Thieres stehen kann, insofern diese letztere gerade in solchen Fällen am stärksten ausgeprägt ist, wo die Reflexthätigkeit nicht absondern zunimmt.

b) Es ist weiter einleuchtend, dass die in Folge der Durchschneidung der thalami opt. eintretende Depression des Reflexvermögens auch durch die dabei stattfindende Muskelsteifheit nicht erklärt werden kann, insofern diese letztere Erscheinung eine viel kürzere Zeit als die Depression dauert.

c) Es wäre aber möglich, dass die uns interessirende Erscheinung ihren Grund in dem Blutverlust hätte. Die Depression der Reflexthätigkeit (absolute oder relative) tritt in der That nur in solchen Fällen ein, wo die Blutung in Folge der Schnitte am stärksten ist.

Glücklicherweise ist es leicht, diese Frage durch direkte Versuche zu beantworten. Solche Versuche wurden auch angestellt und ergaben, dass die Depression des Reflexvermögens auch von diesem Nebenumstande der Hirndurchschneidung unabhängig ist.

Es mögen als Beweise dafür zwei folgende Ver-

suche angeführt werden. Sie unterscheiden sich dadurch von einander, dass in ihnen dem Thiere sein Blut zu verschiedenen Momenten entzogen wurde.

Hirn unverletzt.

10	10
6	7

Herz blossgelegt und durchschnitten.

13	15
15	15

Durchschneidung der thalami optici.

70 nichts.	70 nichts.

3 Minuten später.

22	20

Schnitt in die Halbkugeln.

31	26
27	21

Herz blossgelegt und durchschnitten.

22	13
16	11

Durchschneidung der thalami optici.

100 nichts.	100 nichts.

Uebrigens wird die Unabhängigkeit der Reflexdepression von allen die Hirndurchschneidungen begleitenden Nebenumständen durch den Inhalt der zwei nächsten Paragraphen noch klarer bewiesen werden.

Es bleibt also nichts mehr übrig, als die Depression der Reflexthätigkeit entweder von der Durchschneidung der Nerven oder von der Verletzung der Hirnsubstanz selbst abzuleiten. Vorausgesetzt, dass die erste Vermuthung richtig wäre, könnte man weiter glauben, dass die ganze Erscheinung der Reflexde-

pression ihren Grund nur in dem Umstande finde, dass die Verletzung der sensitiven Nervenfasern dem Thiere einen so heftigen Schmerz verursache, dass es die daneben stattfindende schwächere Reizung mit Säure nicht mehr empfinde. Dann würde sich natürlich die ganze Erscheinung der Reflexdepression ganz einfach erklären lassen, ohne dass man die Existenz der Hemmungsmechanismen im Gehirne anzunehmen brauchte. Es ist aber sehr leicht zu beweisen, dass diese Erklärungsweise unhaltbar ist; denn man müsste in diesem Falle voraussetzen, dass die Durchschneidung eines Nerven dem Thiere einen Schmerz verursache, welcher häufig über 10′ dauern könne (die Zeitdauer der Reflexdepression); — eine Voraussetzung, welche entschieden falsch ist. Ich besitze ausserdem Versuche (sie sind im §. 4. angegeben), in welchen die dem Thiere verursachten Schmerzen ohne Zweifel viel länger dauerten, als es für die Schmerzen in Folge der Nervendurchschneidung der Fall sein kann, und wo dennoch die Depression der Reflexthätigkeit weder so constant, noch mit solcher Intensität wie nach der Hirndurchschneidung zum Vorschein kam.

Die Schmerzen in Folge der Nervendurchschneidung sind es also nicht, welche die uns beschäftigende Erscheinung erklären können. Dasselbe lässt sich aber auch über die Schmerzen in Folge der Verletzung der Hirnsubstanz selbst sagen, obgleich wir über die Dauer der letzteren bis jetzt gar nichts wussten. Man braucht

in der That nur ein Paar Durchschneidungen der thalami optici anzusehen, um dessen gewiss zu werden. 2—3 Minuten nach der Operation, also zur Zeit, wo die Depression der Reflexthätigkeit noch sehr stark ist, sieht man gewöhnlich in dem äusseren Benehmen des Thieres schon keine Spur von schmerzhaften Leiden. Der Frosch ist auch nicht abgespannt; folglich lässt sich die Unempfindlichkeit des Thieres gegen die Säure auch nicht von der Abspannung, als Folge der Schmerzen, ableiten. Die im nächsten Paragraph zu besprechenden Versuche sind noch mehr dazu geeignet, die Unabhängigkeit der Reflexdepression von der Schmerzhaftigkeit der Hirnverletzung zu begründen. Es gelingt nämlich oft, die thalami optici so schwach zu reizen, dass das Thier vollkommen ruhig bleibt, die Depression der Reflexthätigkeit aber dennoch zu Stande kommt.

Nachdem es auf diese Weise bewiesen ist, dass der Schmerz in Folge der Hirndurchschneidung die Sache nicht erklären kann, blieb mir nichts übrig, als die Existenz solcher Mechanismen im Froschhirn anzunehmen, deren Erregung (vielleicht unmittelbar durch mechanische Verletzung des Gehirns, oder auch mittelbar durch Erregung specieller Fasern in den Nerven, welche zugleich mit dem Gehirn durchschnitten werden) die Reflexthätigkeit des Rückenmarks herabzusetzen im Stande ist. Diese Hypothese enthält, wie man sieht, zwei der Form nach etwas verschiedene,

im Grunde aber vollkommen gleiche Ansichten über die Ursache der Reflexdepression. Beide sind folglich gleich annehmbar. Jedoch ist die Ansicht über die unmittelbare Reizung der Hemmungsmechanismen der anderen Hypothese insofern vorzuziehen, als dadurch die Lokalisation dieser Mechanismen im Froschhirne erleichtert wird. In der That nimmt vermittelst dieser Hypothese die Schlussidee, welche alle die Thatsachen der Hirndurchschneidungen resumirt, folgende Gestalt an: Die Hemmungsmechanismen für die Reflexthätigkeit des Rückenmarkes haben beim Frosche ihren Sitz in den Seh- und Vierhügeln, vielleicht auch im verlängerten Mark.

Von dieser Hypothese ausgehend, lag es nahe, künstliche Erregungsmittel für die Hemmungsmechanismen anzuwenden, und ich war auf diese Weise zur chemischen Reizung verschiedener Hirntheile geführt.

§. 2.

Chemische Reizung des Gehirns.

Als chemischer Reiz wurde bei der vorliegenden Untersuchung ausschliesslich Kochsalz angewandt, da ich vermittelst dieser Substanz solche Resultate erhielt, welche nichts mehr zu wünschen übrig liessen. Zur schwächeren Reizung bediente ich mich der concentrirten wässerigen Lösung des Salzes, zur stärkeren wurde Kochsalz in Form von befeuchteten Krystallen angewandt.

Das operative Verfahren ist sehr einfach. Nachdem das Gehirn in einem gegebenen Punkte durchschnitten worden ist, entfernt man aus der Schädelhöhle alle die Hirntheile, welche nach vorne vom Schnitte liegen, und wartet ab, bis die Blutung still steht. Die Blutcoagula werden dann sorgfältig aus der Schädelhöhle entfernt, und der vorhandene Grad der Reflexthätigkeit auf gewöhnliche Weise bestimmt. Jetzt wird die reizende Substanz an den blossgelegten Querschnitt des Gehirns applicirt (mittelst eines kleinen Pinselchens, wenn sie in flüssiger Form angewandt wird), und die Reflexthätigkeit gleich darauf wieder bestimmt.

Ich gehe nun zu dem Befunde über:

1) Die Application des Salzes an den Hemisphärenquerschnitt bot nichts Constantes dar.

2) Die Application des Salzes an den Querschnitt der thalami optici bringt immer eine ebenso starke Depression der Reflexthätigkeit hervor, wie die Durchschneidung des Gehirns an demselben Orte. Diese Wirkung entwickelt sich gewöhnlich im Verlaufe der ersten Minute nach der Application des Salzes, und oft ohne dass dabei beim Thiere irgend welche Bewegung (directe oder reflectorische) bemerkt wird. Es giebt jedenfalls Fälle, wo diese Wirkung länger auf sich warten lässt; dann ist die Application des Salzes in Form von Krystallen angezeigt. Die Depression der Reflexthätigkeit in Folge der Kochsalzwirkung verschwindet allmälig,

wenn die reizende Substanz entfernt wird (mittelst ein Paar Wassertropfen und Fliesspapier), und kann von Neuem hervorgebracht werden, wenn die nachfolgende Reizung stärker als die frühere gemacht wird. Ich besitze einen Versuch (er ist gleich unten citirt), wo es mir gelang, an einem und demselben Thiere die Depression der Reflexthätigkeit drei Mal hintereinander hervorzurufen. Es ist ferner wichtig zu bemerken, dass, wenn die erste Reizung stark war, die nachfolgende aber schwächer, die letztere nicht mehr im Stande ist, eine Wirkung auf das Reflexvermögen des Rückenmarks auszuüben. Zur Erläuterung des Gesagten mag folgender Versuch als Beispiel dienen:

Schnitt in die thalami optici.

6 Minuten nach dem Schnitte.

10	11
7	7
Applic. des Salz. in flüss. Form.	Das Thier bleibt ruhig.
50 nichts.	50 nichts.
80 nichts.	80 nichts.

Salz entfernt.

5 Minuten später.

10	11

Neue Applic. des Salzes in flüssiger Form.

19	15
13	13

Salz entfernt.

11	8

Application des Salzes in Krystallen.

40 nichts.	40 nichts.

Convulsionen.

3) Die Application des Salzes an den Querschnitt des Gehirns hinter den Vierhügeln, d. h. an die obere Gränze des verlängerten Marks bringt ebenfalls eine Depression der Reflexthätigkeit hervor, obgleich eine viel schwächere als im vorigen Falle. Es muss jedoch bemerkt werden, dass die Reizung dieses Querschnittes sehr leicht Convulsionen hervorruft, wesshalb man genöthigt ist, das Gehirn an diesem Orte viel schwächer als an anderen zu reizen. Der letztere Umstand erklärt auch hinlänglich, warum der Effect dieser Reizung nicht selten ausbleibt.

Schnitt in die Halbkugeln.

13	9

Schnitt an der oberen Gränze des verlängerten Marks.

15	7
5	3
2	2

Salz in flüssiger Form.

10	7
9	9

Salz entfernt.

7	7
3	5

Salz in Krystallen.

Tetanus.

4) Die Application des Kochsalzes an den Querschnitt des Rückenmarks gleich unterhalb der Rautengrube hat entschieden keinen Einfluss auf die Reflexthätigkeit dieses Organes.

Indem man diese Reihe von Thatsachen übersieht, bemerkt man zunächst die vollkommene Identität zwischen den Resultaten der Hindurchschneidungen und denen der Kochsalzwirkung. Es ist zweitens aus dem in 2) Gesagten klar, dass die Wirkung des Kochsalzes in nichts Anderem als in der Reizung der Hirntheile, ihr Effect also in nichts Anderem als in der Erregung dieser Nervenmassen bestehen kann. Es ist in der That möglich, die Depression der Reflexthätigkeit von einem und demselben Orte aus zwei Mal hintereinander hervorzurufen, unter der Bedingung, dass die erste Reizung schwach, dagegen die zweite stark sei. Eben so leicht ist es, das Umgekehrte zu beobachten, d. h. das Ausbleiben der Wirkung nach der zweiten Reizung, wenn diese schwächer als die erste angewandt wird. Diese Thatsachen können nun nicht anders als durch die Annahme erklärt werden, dass der Kochsalzwirkung eine Reizung der Nervenmassen zu Grunde liegt.

Auf diese Weise wird der am Schlusse des vorigen Paragraphen ausgesprochene hypothetische Gedanke zur Wahrheit, dass nämlich: die Hemmungsmechanismen für die Reflexthätigkeit des Rückenmarks beim Frosche ihren Sitz in den Seh- und Vierhügeln und vielleicht auch im verlängerten Marke haben. Es ist weiter leicht einzusehen, dass die Vermuthung über das Vorhandensein der Hemmungsmechanismen im verlängerten Mark

durch die Resultate der Kochsalzreizung mehr an Wahrscheinlichkeit gewonnen hat, als es am Ende des vorigen Paragraphen der Fall war.

§. 3.

Elektrische Reizung des Gehirns.

Insofern die Ergebnisse dieser Art von Reizung mit denen der chemischen vollkommen identisch sind, brauche ich hier nur das Verfahren selbst zu beschreiben, und dann einige Versuche als Beispiele anzuführen.

Die Reizung geschieht mit Inductionsströmen. Die Elektroden sind zwei feine, in eine Glasröhre eingesteckte und an ihren freien Enden in Form von Häkchen umgebogene metallische Drähte. Letzteres hat zum Zweck, Verletzung des Gehirns bei der Application der Elektroden möglichst zu vermeiden. Die in jedem einzelnen Falle nöthige Stromstärke wird folgendermaassen bestimmt: sie muss an der Gränze jener Stärke liegen, wo der Strom anfängt, Bewegungen beim Thiere auszulösen.*) Den Strom mehr verstärken darf man deswegen nicht, weil die Bewegungen des Thieres der Bestimmung seines Reflexvermögens hinderlich sind. Aber auch weit nach unten von der erwähnten Stromstärke kann man nicht herabsteigen,

*) Diese Bewegungen treten am leichtesten bei der elektrischen Reizung des oberen Querschnittes des verlängerten Markes ein; weniger leicht am Querschnitte der thal. opt.; und gar nicht bei Reizung der Hemisphärenquerschnitte.

weil sich die Wirkung der Reizung dann nicht äussert. Dadurch wird leider der Umfang der wirksamen Stromstärken sehr gering, und das Gelingen der Versuche minder sicher, als bei der Kochsalzreizung. Was nun die Form des Versuches selbst anbelangt, so gestaltet er sich so: der Experimentator nimmt mit der linken Hand das Ende des Fadens, an dem das Thier vertical aufgehängt ist, und biegt den Kopf des Frosches etwa in der Weise um, dass der Unterkiefer des Thieres einen Stützpunkt auf den Fingern des Experimentators findet. In der rechten Hand hält der letztere die Elektroden, welche an dem zu untersuchenden Hirnquerschnitt applicirt werden. Während dieser Zeit taucht der Gehülfe die Beine des Thieres in die Säure-Lösung. Man könnte gegen diese Verfahrungsweise einwenden, dass hier die Haut des Frosches an zwei verschiedenen Stellen zugleich gereizt wird, einmal durch Berührung des Unterkiefers mit den Fingern, und dann durch Reizung der Pfote mit Säure. Glücklicherweise ist es leicht, sich durch directe Versuche zu überzeugen, dass die Berührung des Unterkiefers keinen Einfluss auf die Resultate des Versuches hat. Dafür spricht schon das öftere Misslingen dieser Versuche: dass man nämlich oft gar keine Veränderung in den Reflexerscheinungen wahrnimmt, wo man doch eine erwarten sollte. Der Grund dieses letzteren Umstandes ist theilweise schon oben angegeben worden; hier muss noch hinzugefügt werden, dass die Intimität

der Berührung zwischen den Elektroden und dem Hirnquerschnitte grossen Schwankungen unterworfen ist: entweder man befürchtet das Gehirn stark zu drücken, und die Elektroden berühren das Gehirn gar nicht; oder es schwitzen während des Versuches in die Hirnhöhle zwischen die Elektroden einige Tropfen Flüssigkeit aus, welche den Strom abschwächen, insofern sie eine Nebenschliessung für den Strom bilden.

Derjenige, welcher die Versuche wiederholen wollte, mag also durch das Gesagte auf das Misslingen derselben vorbereitet sein, und mag die Geduld nicht verlieren.

Jetzt führe ich einige Versuche als Beispiele an:

Schnitt in die thalami optici.

9		9
	Elektrische Reizung.	
20		42
	Ruhe.	
14		13
	Elektrische Reizung.	
60	nichts.	20
	Ruhe.	
17		20
	Elektrische Reizung.	
80	nichts.	58
	Ruhe.	
52		10
	Elektrische Reizung.	
Auf der linken Seite wurde keine Beobachtung mehr angestellt, weil die Reflexe zu stark deprimirt blieben.		22

Ruhe.

» 11

Elektrische Reizung.

» 36

Ruhe.

» 30

Schnitt hinter den Vierhügeln.

8 9

Elektrische Reizung.

19 16

Ruhe.

7 11

12 13

Elektrische Reizung.

29 35

Ruhe.

24 30

24 27

13 14

Die angeführten Beispiele zeigen den gewöhnlichen Verlauf des Experiments. Ich besitze jedoch zwei Versuche, wo die elektrische Reizung des Gehirns hinter den Vierhügeln eine ungemein starke Depression der Reflexthätigkeit hervorbrachte, eine Depression, welche man nur bei Schnitten und chemischer Reizung der thalami optici zu beobachten Gelegenheit hat.

Schnitt hinter den Vierhügeln.	Schnitt hinter den Vierhügeln.
10	7
Elektrische Reizung.	Elektrische Reizung.
40 nichts.	40 nichts.
Ruhe.	Ruhe.
8	9
Elektrische Reizung.	
60 nichts.	
Ruhe.	
38	

§. 4.

Erregung des Gehirns auf physiologischen Wegen.

Nachdem auf diese Weise der Hauptzweck der vorliegenden Untersuchung — die Entscheidung der Frage über das Vorhandensein der Hemmungsmechanismen im Gehirn des Frosches — erreicht worden war, war es natürlich, die physiologischen Wege aufzusuchen, auf welchen diese Mechanismen zur Thätigkeit gebracht werden können. Diese Frage wurde schon in §. 1. berührt, und es wurde damals ausgesprochen, dass vielleicht die sensitiven Nervenfasern diese Erregungsbahnen bilden.

Ich kehre nun zu diesem hypothetischen Gedanken zurück, um ihn einer experimentellen Kritik zu unterwerfen. Unsere Aufgabe besteht also in der Bestimmung des Einflusses, welchen die Reizung der sensiblen Nervenfasern überhaupt auf die Reflexthätigkeit des Rückenmarks ausüben kann. Man müsste nun, damit diese Frage in ihrem ganzen Umfange entschieden werden könnte, natürlich auf alle sensiblen Nerven des Körpers einwirken. Leider ist es in einem so kleinen Thiere, wie es der Frosch ist, absolut unmöglich. Ich war desshalb genöthigt, die Reizung nur auf eine kleine Anzahl von Nerven zu beschränken, und dabei statt des Nervenstammes selbst die peripherischen Nervenausbreitungen in der Haut und in der Mundschleimhaut zu reizen.

Es ist weiter klar, dass die Aenderungen des Reflexvermögens in Folge der sensitiven Reizung zur Zeit, wo diese letztere stattfindet, nicht beobachtet werden können, weil die Reizung selbst unmittelbar mehr oder minder starke reflectorische Bewegungen nach sich zieht. Man ist desshalb genöthigt, das Ende dieser Reflexbewegungen abzuwarten und erst dann die Beobachtungen über das Reflexvermögen anzustellen.

Es ist aus dem Gesagten klar, dass der Versuch unter solchen Beschränkungen eine mangelhafte Form annimmt:

1) kann er in der That nur die Nachwirkung der sensibelen Reizung, nicht aber den unmittelbaren Einfluss derselben auf die Reflexthätigkeit des Rückenmarks zeigen;
2) hat man Grund zu befürchten, dass die der Beobachtung vorangehenden heftigen Reflexbewegungen nicht ohne Einfluss auf die definitiven Resultate des Versuches bleiben;
3) werden endlich durch die heftigen Reflexbewegungen in Folge der sensitiven Reizung neue Momente in den Versuch eingeführt, welche die Depression der Reflexthätigkeit, wenn eine solche bekommen wird, ganz unabhängig von der Erregung der Hemmungsmechanismen zu erklären im Stande sind. Man kann nämlich denken, dass im Falle einer starken sensitiven Reizung,

wenn durch dieselbe alle Muskeln des Körpers reflectorisch erregt werden, die Einwirkung dieser Reizung, obgleich allmälig schwächer werdend, doch zur Zeit noch dauert, wo die definitive Beobachtung angestellt wird; dann würde bei der zweiten Bestimmung des Reflexvermögens die schwache Einwirkung der Säure auf Nervenfasern fallen, welche sich noch im erregten Zustande befinden; der Effect dieser Reizung müsste natürlich von der Einwirkung der Säure bei der ersten Probe auf das Reflexvermögen abweichen, weil hier die Nervenfasern im normalen Zustande von der Säure getroffen werden. Die Erscheinung der Reflexdepression würde sich in diesem Falle ganz unabhängig von der Wirkung der Hemmungsmechanismen erklären lassen.

Glücklicherweise ist es sehr leicht, alle diese Einwände gegen die Methode zu beseitigen. Es ist zunächst klar, dass es für die Sache gleichgültig ist, ob die Depression der Reflexthätigkeit gleichzeitig mit der sensitiven Reizung, oder als Nachwirkung dieser letzteren erhalten wird; — das Vorhandensein der Reflexdepression ist jedenfalls ein Zeichen, dass die Hemmungsmechanismen durch Reizung der sensiblen Nervenfasern zur Thätigkeit gebracht werden können. Was nun die zwei anderen Einwände betrifft, so werden sie durch zwei folgendermaassen angestellte Versuche beseitigt. Einem Frosche wird das Rückenmark unter-

halb der Rautengrube durchschnitten, und das Reflexvermögen des Thieres auf gewöhnliche Weise (mittelst der saueren Lösung) geprüft. Dann wird die Haut des Frosches (gewöhnlich die ganze Oberfläche des Bauches) mit einer erhitzten metallenen Platte, oder mit einer concentrirten Lösung von Schwefelsäure in Wasser, stark gereizt, und nachdem die dadurch hervorgerufenen heftigen Reflexbewegungen beruhigt worden sind, das Reflexvermögen des Thieres wiederum bestimmt. Man sieht in solchen Fällen nie eine Aenderung in dem Reflexvermögen des Thieres, mag die Reizung sowohl als die derselben nachfolgenden Reflexe, so stark gemacht werden, als man will. Der zweite Einwand ist also entschieden grundlos. Gegen den dritten nun spricht folgender Versuch. Dem Frosche wird das Gehirn hinter den Vierhügeln durchschnitten, dem Thiere also das Verlängerte Mark — jener Theil der Nervencentra gelassen, von welchem aus es bekanntlich am leichtesten ist, allgemeine Bewegungen im Körper des Thieres hervorzurufen. Wird nun an diesem Thiere der eben beschriebene Versuch ebenfalls angestellt, so sind die in Folge der Hautreizung entstehenden Reflexbewegungen, wenn möglich, noch allgemeiner und heftiger als im vorigen Falle, und die Depression der Reflexthätigkeit kommt in der That zu Stande; sie ist aber weder constant, noch stark. Stark dagegen wird diese Depression, wenn dem ebenso wie früher präparirten Thiere nicht die Haut, sondern

die Mundschleimhaut mit einer concentrirten Lösung von Schwefelsäure in Wasser (beide zu gleichen Theilen) gereizt wird; obgleich hier die der Reizung unmittelbar nachfolgenden Reflexbewegungen minder heftig und viel weniger verbreitet (manchmal sind sie kaum zu bemerken) als bei dem Hautbrennen sind. Hieraus wird dem unbefangenen Leser klar, dass die Erscheinung der Reflexdepression keinesfalls in die Abhängigkeit davon gebracht werden kann, dass bei der ersten Prüfung des Reflexvermögens (vor der starken sensitiven Reizung) die Reizung auf Nerven im normalen Zustande einwirkt, nach der Haupterregung dieselben aber nur im veränderten Zustande trifft.

Die Methode kann also wirklich in dem ihr zu Grunde gelegten Sinne gebraucht und die Resultate der zwei angeführten Versuche folgender Art gedeutet werden: das Rückenmark des Frosches enthält keine Hemmungsmechanismen für die reflectorischen Bewegungen der Extremitäten; solche sind dagegen entschieden im verlängerten Mark des Thieres vorhanden. Diese Mechanismen, insofern sie auf reflectorischem Wege zur Thätigkeit gebracht werden können, müssen ausserdem als Nervencentra, im weitesten Sinne des Wortes, angesehen werden, d. h. als Nervengebilde, welche der Umwandlung einer Art von Bewegung in die andere dienen.

Das sind die wichtigsten Resultate, welche mir die in diesem Paragraph beschriebene Methode ergab.

Es bleibt mir jetzt noch zweier Versuche mit starker sensitiver Reizung zu erwähnen übrig, welche an unverletzten Thieren und an Fröschen mit durchschnittenen Sehhügeln angestellt worden sind. Letzterer Fall ist demjenigen vollkommen ähnlich, wo dem Thiere das verlängerte Mark unverletzt gelassen wurde; die Depression der Reflexthätigkeit ist hier nur weniger leicht als da zu bekommen. Im Falle des unverletzten Thieres ist diese Depression dagegen gar nicht vorhanden, so dass man glauben könnte, die Hemisphären seien Gebilde, welche dem Eintreten der Reflexdepression ein Hinderniss in den Weg legen. Der letzte Versuch, in Verbindung mit allen übrigen in diesem Paragraph beschriebenen, zeigt ausserdem, dass in der Erscheinung der Reflexdepression in Folge der sensitiven Hautreizung die Empfindung des Schmerzes gar keine Rolle spielen kann. Wenn das in der That der Fall wäre, so müsste man eine stärkere Depression bei unverletzten Nervencentra bekommen, als im Falle der Hirnverletzung hinter den Vierhügeln, insofern es viel natürlicher ist, das Vorhandensein des Bewustseins in den vorderen Hirntheilen, als im verlängerten Mark, anzunehmen.

Auf diese Weise ist der letzte mögliche Einwand gegen die Methode beseitigt.

Ich stelle nunmehr alle die Thatsachen zusam-

men, welche bis jetzt am Frosche erhalten worden waren:

1) Die Hemmungsmechanismen für die Reflexthätigkeit des Rückenmarks haben ihren Sitz beim Frosche in den Seh- und Vierhügeln und in dem verlängerten Mark;
2) diese Mechanismen müssen als Nervencentra im weitesten Sinne des Wortes angesehen werden;
3) die sensiblen Nervenfasern bilden einen (wahrscheinlich den einzigen) der physiologischen Wege für die Erregung dieser Hemmungsmechanismen.

Das sind die definitiven Resultate, zu welchen ich durch Versuche am Frosche gekommen bin. Zum Schlusse des Paragraphen mögen einige dahin gehörige Versuche als Beispiele angeführt werden.

Das Thier unverletzt.	
22	31
35	17
Schwefelsäure in die Mundhöhle.	
7-8	16
45	29
Ruhe.	
23	21
Brennen der Haut.	
24	20
Das Thier unverletzt.	
7	7

Schwefelsäure in die Mundhöhle.

11	11
6	7
5	5

Brennen der Haut.

5	5
6	6

Schnitt in die Hemisphären.

8	10

Schwefelsäure in die Mundhöhle.

16	16
29	22

Brennen der Haut.

44	46

Schnitt in die Sehhügel.

32	24
20	25

Brennen der Haut.

34	60 nichts.

Ruhe.

25	27

Brennen der Haut.

30	80

Schnitt in die Sehhügel.

7	20
15	17

Ac. sulf. in d. Mundhöhle. — Fast keine Reflexbewegung.

90 nichts.	60 nichts.

Ruhe.

(?) 52	45
70 nichts.	26

Brennen der Haut.

100 nichts.	41

Schnitt unterhalb der Rautengrube.

25	21

Brennen der Haut.

14	14

Schnitt unterhalb der Vierhügel.

23	18
22	18

Acid. sulf. in die Mundhöhle.

28	70 nichts.

Ruhe.

28	39

Brennen der Haut.

80 nichts.	80 nichts.

Ruhe.

26	31

Schnitt unterhalb des vierten Ventrikels.

13	18

Brennen der Haut.

11	10

Schnitt unterhalb der Vierhügel.

10	12

Acid. sulf. in die Mundhöhle.

46	60 nichts.

Ruhe.

7	18

Es ist aus diesen Beispielen leicht einzusehen, dass das Reflexvermögen in Folge der sensitiven Reizung grosse und wechselnde Schwankungen in seiner Stärke erleidet, so dass man so zu sagen nur durch glücklichen Zufall den Augenblick trifft, wo die Reflexthätigkeit des Rückenmarks deprimirt ist.

§. 5.

Jetzt, wo das Vorhandensein und die Vertheilung

der Hemmungsmechanismen für die Reflexthätigkeit des Rückenmarks im Gehirne des Frosches festgestellt ist, bleiben mir noch folgende Fragen zur Beantwortung übrig:

1) über das Wesen des hemmenden Einflusses dieser Mechanismen, und
2) über die räumlichen Vorstellungen, welche man sich von der ganzen Hemmungserscheinung zu machen hat.

Was nun die erste dieser zwei Fragen betrifft, so liegt ihr folgender Ideengang zu Grunde: die Reflexthätigkeit wurde bis jetzt *in concreto* betrachtet, sie ist aber aus verschiedenen Momenten zusammengesetzt, folglich kann auch ihre Hemmung auf verschiedene Weise hervorgebracht werden. Insofern nämlich die neue physiologische Schule jede Reflexerscheinung in die consecutive Erregung der sensiblen Nervenfasern, der centralen Nerven-Gebilde und der motorischen Fasern zerlegt, kann man sich die Reflexhemmung auf dreifache Weise hervorgebracht denken: durch Herabsetzung der Erregung in den sensiblen Wegen, durch die erschwerte Uebertragung der sensitiven Erregung auf die motorischen Fasern und durch die Herabsetzung der Erregbarkeit dieser letzteren.

Es wäre nun nöthig, alle diese Erklärungsmomente einer experimentellen Kritik zu unterwerfen. Leider ist es nur in einem sehr geringen Grade möglich, da wir bis jetzt kein Mittel besitzen, die Thätigkeit aller

drei Glieder, welche die Reflexerscheinung zusammensetzen, isolirt von einander zu untersuchen. Das Wenige, was sich hier leisten lässt, besteht in der Bestimmung des Einflusses, welchen die Reizung der Hemmungscentra auf die Erregbarkeit der motorischen Fasern und auf die Empfindlichkeit der Haut gegen die Reize ausübt. Letzteres kann natürlich nur am Menschen und nur für den Fall einer bewussten Sensibilität gemacht werden; dagegen sind die Versuche in erster Richtung auch am Frosche möglich. Sie wurden auch angestellt, müssen aber noch weiter fortgesetzt werden, da ich bis jetzt noch zu keinem festen Schluss kommen konnte. Was aber die Frage über den Einfluss der Hemmungscentra auf die Empfindlichkeit der Haut betrifft, so geht ihre Lösung von der Hypothese aus, dass der Mensch in seinem Gehirn Hemmungsmechanismen für die Reflexthätigkeit des Rückenmarks besitzt. Indem ich (zugleich mit den meisten Physiologen) diese Hypothese annehme, bestimme ich beim Menschen die normale Empfindlichkeit seiner Haut gegen eine constant gehaltene Reizung, lasse dann die Hemmungsgebilde des Menschen spielen, und untersuche während dieser Zeit wiederum die Empfindlichkeit seiner Haut. Zum Messen der letzteren bediene ich mich der Zeit von dem Eintauchen der Hand des Menschen in eine wässerige Lösung von Schwefelsäure (ungefähr 150 c. c. Schwefels. auf 2 Litre Wasser), bis zum Eintreten der Empfindung in Folge

der Säurereizung. Die Erregung der Hemmungsmechanismen besteht aber in Folgendem: ein kitzlicher Mensch (nur solche können zu diesen Versuchen gebraucht werden) wird stark gekitzelt, und muss den Reflexbewegungen in Folge dieser Reizung zu widerstreben suchen, d. h. die Reflexe hemmen. Diese Versuche, so einfach sie auch erscheinen, verlangen dennoch einige Uebung in der Bestimmung des Augenblickes, wo die Empfindung eintritt. Ausserdem darf bei diesen Versuchen noch Folgendes nicht unterlassen werden: Am Anfange der Versuche muss die Hand zur Erweichung der Epidermis einige Zeit im Wasser liegen. In die sauere Lösung kommt sie aus dem Wasser immer nass, und sowie die Empfindung in Folge der Säurewirkung eintritt, lässt man die Hand sofort ins Wasser tauchen, und so lange darin halten, bis jede Spur von Empfindung verschwindet. Jetzt kann die Hand wieder in die Säure kommen. Es versteht sich weiter von selbst, dass der dem Versuche unterliegende Mensch die Metronomschläge, welche die Zeit messen, wo seine Hand in der Säure bleibt, nicht hören darf. Er giebt nur ein Zeichen beim Eintauchen der Hand und beim Ausziehen derselben.

Alle diese Versuche wurden an mir selbst angestellt, und gaben folgende Resultate:

Zahl der Versuche.	Ohne Kitzel.	Beim Kitzeln.	Bemerkung.
1.	19 . . . . . / 18	27	Kitzel stark.
2.	21	33	» »

3.	39	47	Kitzel	stark.
4.	7 11	17	»	»
5.	23	31	»	»
6.	23 18	30	»	»
7.	35 35	47	»	»
8.	9 9 11	15	»	»
9.	12	34	»	»
10.	12 8 12 14	15	Kitzel	schwach.
11.	25 18 25	30	»	»

Man sieht aus diesen Versuchen, dass, je stärker das Kitzeln, desto grösser die Depression der Hautempfindlichkeit war.

Diese Resultate, so klar sie auch aussehen, sind dennoch von den Einwänden nicht frei. Wenn man nämlich die Art und Weise bedenkt, wie sie erhalten worden sind, so ist es zunächst klar, dass die Erscheinungen der Empfindlichkeitsdepression in unseren Versuchen ebensowohl durch Kitzelempfindungen als durch Anstrengungen Reflexe zu überwinden bedingt werden können. Zwischen beiden Fällen giebt es aber für den Sinn der Versuche einen gewaltigen Unterschied. Einmal wird die Sache durch die Wirkung der Hemmungscentra erklärt; dass andere Mal könnte sie so ausge-

legt werden: durch das Kitzeln wird beim Menschen eine sehr heftige Empfindung erweckt, und neben dieser verschwindet in seinem Bewustsein der ungleich schwächere Eindruck der Säure auf die Haut, oder er wird wenigstens schwächer als unter normalen Verhältnissen empfunden. Es ist dem Leser ohne Weiteres klar, dass, wenn das Letztere wirklich der Fall wäre, die oben angeführten Versuche für uns keinen Sinn mehr hätten.

Um die Sache zu entscheiden, war es also nöthig, neue Bedingungen in die Versuche einzuführen, indem man z. B. aus denselben entweder den einen oder den anderen Faktor, entweder die Kitzelempfindung oder die Anstrengung gegen die Reflexe, ausschliesst.

Zuerst schien es mir leichter, die Anstrengung zu eliminiren, ich überzeugte mich aber bald, dass es zum Ziele nicht führen kann, insofern die Anstrengungen gegen die Reflexe unwillkürlich eintreten, sobald der Mensch gekitzelt wird. Ich musste also den umgekehrten Weg einschlagen. Dieses geschah auf folgende Weise. Nachdem ich bei den früheren Versuchen mit dem Kitzeln bemerkt habe, dass die Anstrengungen gegen die Reflexe hauptsächlich in dem Zusammendrücken der Zähne und in einer heftigen Contraktion der Bauch- und Brustmuskeln nach vorhergehender Inspiration bestanden, wiederhole ich dieselbe Reihe von Muskelbewegungen willkürlich ohne gekitzelt zu werden, und das in dem Augenblick, wo

meine in die sauere Lösung eingetauchte Hand die Wirkung der Säure zu empfinden anfängt. Sobald diese Anstrengung gemacht worden war, verschwand sofort die Empfindung und dieser Zustand der Unempfindlichkeit dauerte eben so lange, wie die Anstrengung selbst. Diesen Versuch habe ich leider nur ein einziges Mal angestellt, weil er zu lästig und nicht gefahrlos ist. Das Verschwinden der Empfindung war jedoch in diesem einzigen Versuche so klar, dass ich keinen Augenblick schwanke, denselben als einen sicher gelingenden zu empfehlen. Ich traue dem Versuche noch aus einem anderen Grunde. Wenn man nämlich denselben in dem ihm zu Grunde gelegten Sinne anerkennt, so kann durch diesen Versuch eine alte täglich vorkommende Erfahrung erklärt werden. Es ist bekannt, dass Menschen und überhaupt alle Thiere, wenn sie schmerzhafte Operationen erleiden, dieselben Muskelanstrengungen machen, welche bei dem in Rede stehenden Versuche beschrieben worden sind; und diese complexe Muskelbewegungen folgen den Schmerzen so unfehlbar nach, dass man sie mit gewisssem Recht als instinktive reflektorische Bewegungen betrachten kann. Insofern aber alle Reflexe im Thierkörper zweckmässig sind, d. h. auf das Erhalten des Körpers und das Schützen desselben gegen die feindlichen Eingriffe berechnet sind, kann man sich denken, dass die in Rede stehende complexe Muskelbewegung

gegen die Schmerzen gerichtet ist, d. h. dieselben zu mildern im Stande ist.

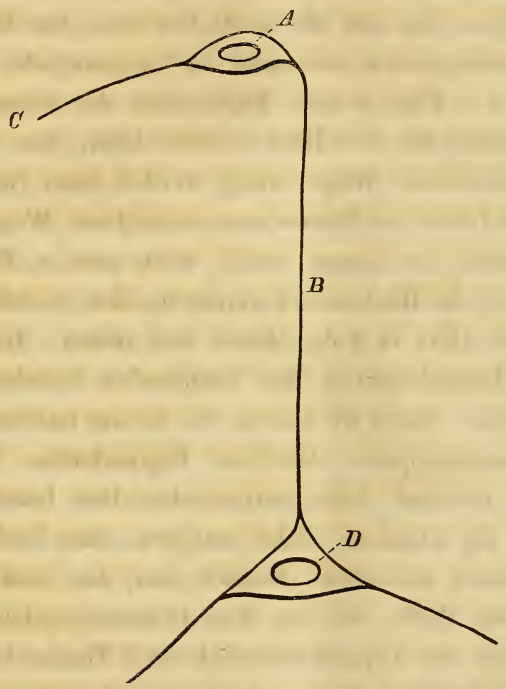
Es ist mir bewusst, dass alle in diesem Paragraph angeführten Versuche am Menschen mit allen ihren Auslegungen lauter Hypothesen sind, der unbefangene Leser wird dennoch zugeben müssen, dass diese Hypothesen nicht unnützlich sind, insofern sie nicht unwahrscheinlich sind, zur Erklärung nicht unwichtiger Thatsachen benutzt werden können, besonders aber sich dadurch empfehlen, dass sie der weiteren Entwickelung der ganzen Frage über die Reflexhemmungen im Menschen einen neuen Weg eröffnen.

Im Fall z. B. alle diese Hypothesen richtig wären, könnte man aus den angeführten Versuchen am Menschen schliessen, dass die Reflexhemmung nur zum Theil in der Herabsetzung der Sensibilität bestehe, insofern diese Herabsetzung zu schwach ist, um die starke Hemmung zu erklären.

Jetzt kommt die Frage über die räumlichen Vorstellungen, die man sich über die ganze Hemmungserscheinung zu machen hat. Unsere Aufgabe besteht hier zunächst darin, zu sehen, ob alle die Einzelheiten der ganzen Erscheinung mit den räumlichen Anschauungen zusammenpassen, welche die neuere Physiologie über das Verhalten des Vagus gegen das Herz sich gebildet hat. Erst dann, wenn dieses Zusammenpassen als unmöglich erkannt wird, muss eine neue Hypothese aufgestellt werden.

Das Hemmungsgebilde des Herzens in seiner einfachsten chematischen Form ist in Figur 2. dargestellt. *A* bezeichnet eine Nervenzelle im verlängerten Mark, woraus einerseits eine Vagusfaser *B* entspringt, und

Figur 2.



worin andererseits eine sensitive Nervenfaser *C* endigt. *A* ist ein Hemmungscentrum, *B* sein hemmender Ausläufer. Letzterer endet in eine Nervenzelle *D*, wiederum mit 2 Ausläufern. *D* ist das Nervengebilde, welches die sogenannten automatischen Herzbewegungen hervorbringt. Die Haupteigenschaft dieses Mechanismus

besteht darin, dass die Erregung des hemmenden Ausläufers (Vagusfaser) in allen möglichen Höhen immer eine und dieselbe Wirkung — Hemmung der Herzbewegungen — auslöst. Denselben Erfolg bekommt man auch bei der Reizung des verlängerten Markes selbst; es lässt sich aber nicht beweisen, dass hier die Hemmungscentra, und nicht die Vaguswurzeln, erregt werden. Eine weitere Eigenschaft des hemmenden Apparates für das Herz besteht darin, dass er auf reflectorischem Wege erregt werden kann (im normalen Leben des Thieres muss sogar dieser Weg seiner Erregung der einzige sein); wenn man z. B. dem Frosche das Rückenmark durchschneidet, so sieht man oft das Herz in Folge dessen still stehen. Das sind die Hauptcharaktere des hemmenden Gebildes des Herzens. Sehen wir nun zu, ob der uns interessirende Hemmungsapparat dieselben Eigenschaften besitzt. Was zunächst ihren anatomischen Bau betrifft, so steht der Annahme nichts entgegen, dass beide Mechanismen wesentlich identisch sind, dass nämlich in unserem Falle, wie bei dem Hemmungsgebilde des Herzens, der Apparat wesenlich aus 3 Theilen besteht: aus centralen Nervenzellen — Hemmungscentra im engeren Sinne des Wortes, — welche hauptsächlich in der Substanz der Seh- und Vierhügel eingelagert sind, zum Theil aber auch den oberen Theil des verlängerten Marks einnehmen; aus den Fortsätzen dieser Zellen, welche, in die Substanz des Rücken-

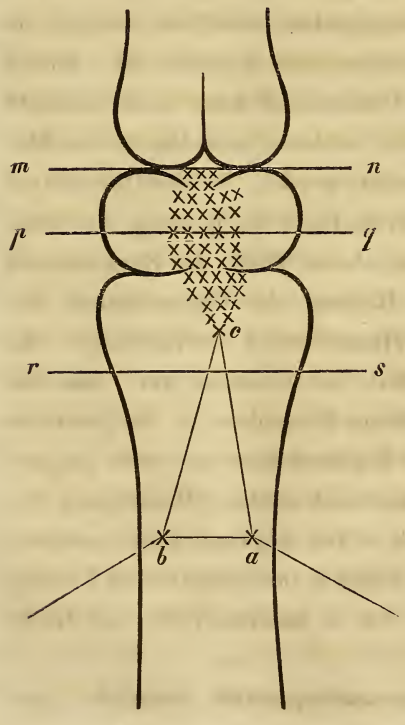
marks begraben, zu den Zellen hinablaufen, welche als Verbindungsglieder zwischen den sensiblen und motorischen Fasern allgemein angesehen werden. Dieser dritte Theil des ganzen Mechanismus wird gewöhnlich als das reflectorische Gebilde betrachtet. Somit ist die Analogie zwischen beiden Mechanismen in anatomischer Hinsicht vollkommen, — der einzige Unterschied zwischen beiden besteht darin, dass in unserem Falle derjenige Zellenausläufer, welcher der Vagusfaser entspricht, nicht frei, wie dort, zu der Reflexmaschine herabläuft, sondern in die Substanz des Rückenmarks begraben ist. Durch diesen anatomischen Unterschied kann auch vielleicht der einzige functionelle, welcher zwischen beiden Mechanismen existirt, erklärt werden, — der Unterschied nämlich, dass in unserem Falle die Reizung des hemmenden Ausläufers im oberen Theile des Rückenmarks erfolglos bleibt, die Reizung des Vagusstammes dagegen immer den Herzstillstand hervorbringt. Es taucht in neuester Zeit der Gedanke auf, dass die Nervenfasern nach ihrem Einsenken in die centralen Nervenmassen andere Eigenschaften als zuvor zeigen; und obgleich diese Idee noch weiterer Bestätigung bedarf, ist sie dennoch selbst a priori nicht unwahrscheinlich, und kann folglich im Nothfalle zur Lösung eines Widerspruches, wie in unserem Falle, mit Recht benutzt werden.

Die soeben auseinandergesetzte räumliche An-

schauung über den Hemmungsapparat für die Reflexe des Rückenmarks scheint mir die natürlichste zu sein. Es ist aber noch eine andere denkbar, und die will ich mit einigen Worten besprechen.

Die Reflexerscheinungen des unverletzten und des geköpften Thieres zeigen bekanntlich verschiedene Charaktere: im letzteren Falle ist das Reflexvermögen des Thieres gewöhnlich erhöht. Diesem Unterschiede entsprechend, kann man annehmen, dass in beiden Fällen auch die anatomischen Wege der Reflexe verschieden sind. Wenn z. B. das Verbindungsglied im Rückenmarke zwischen den sensiblen und motorischen Fasern als aus zwei Nervenzellen *a* u. *b* (Fig. 3.) bestehend gedacht wird, so kann man sich vorstellen, dass der eine Weg für den Reflexvorgang durch die gerade Linie *a b* dargestellt wird, der zweite aber durch die gebrochene *a c b*.

Figur 3.

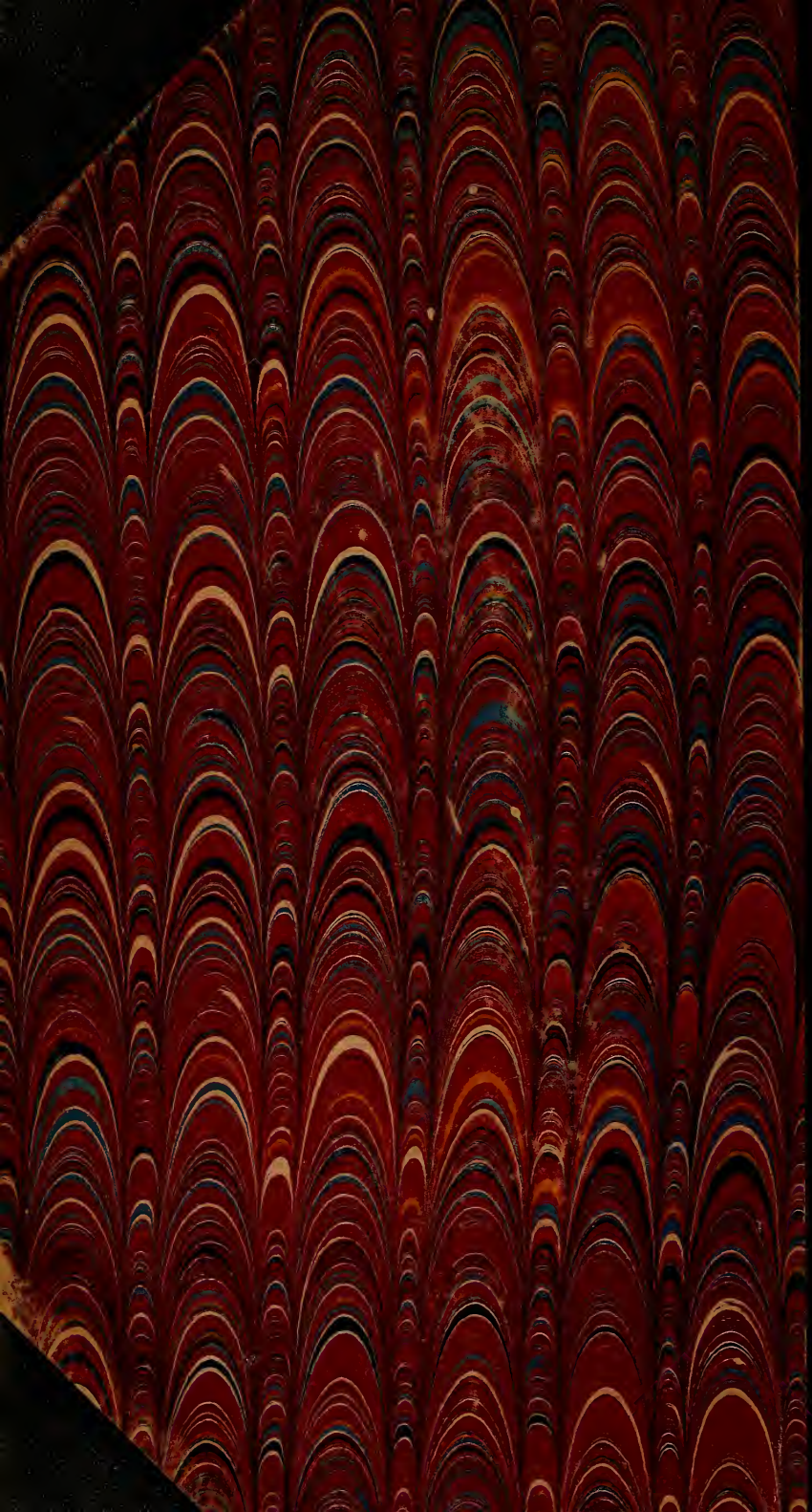


Ersterer Weg entspricht dem Falle, wo die Reflexerscheinung nur im Rückenmarke bleibt, also dem Falle beim geköpften Thiere. Der gebrochene Weg dagegen wird immer unter normalen Verhältnissen betreten. Seine Spitze *C* ist die untere Gränze der Hemmungscentra, also eine Nervenzelle im oberen Theile des verlängerten Marks. Diese Hemmungszelle, in Verbindung mit anderen mehr nach oben liegenden, ertheilt durch ihre Thätigkeit dem Reflexvorgange denjenigen Charakter, welchen man am unverletzten Thiere zu beobachten pflegt. Durch diese Reihe von Annahmen lassen sich nun alle die Einzelheiten der Reflexhemmung und Reflexverstärkung ganz gut erklären. In der That gehen, so lange das Thier unverletzt bleibt, die Reflexe durch die gebrochene Linie *a c b*, und behalten ihren eigenen Charakter, d. h. die Bewegungen folgen der sensitiven Reizung nicht so rasch nach, wie beim geköpften Thiere. Dieser Charakter tritt noch mehr hervor, wenn die Hemmungscentra durch Schnitte wie *m n*, *p q*, oder auf andere Weise erregt werden. Sowie aber der Schnitt *r s* die untere Gränze der Hemmungscentra überschritten hat (oberer Theil des verlängerten Marks), wird die Bewegung des Reflexvorganges in *a c b* unmöglich, und dieser bekommt denjenigen Charakter, welcher dem Falle des geköpften Thieres entspricht, insofern jetzt die Reflexbewegung nur in der Bahn *a b* geschehen kann. Die schwache Seite dieser Hy-

pothese besteht nur in der Annahme, dass unter normalen Verhältnissen der Reflexvorgang lieber den längeren Weg *a c b*, als den kürzeren *a b* einschlagen soll. Sonst ist sie ebenso brauchbar wie die erstere.

Die Entwickelung der letzten Hypothese hat uns zu der Frage von dem Entstehen der Reflexverstärkung in Folge der Köpfung des Thieres geführt. Jetzt will ich diese Frage näher behandeln und werde zeigen, dass die gefundenen Thatsachen zur Erklärung der Erscheinung auch in dem Falle vollkommen ausreichen, wo dem Hemmungsapparate die erste räumliche Anschauung unterlegt wird. Man braucht in der That nur anzunehmen, dass im unverletzten Thiere seine Hemmungsgebilde fortwährend in einer Art tonischer Erregung begriffen sind. Dass eine leise Erregung der Hemmungscentra in der That hinreichend ist, um die Unterschiede des Reflexvermögens beim unverletzten und geköpften Thiere zu erklären, dafür sprechen die Zahlen. Im 5ten Versuche des §. 1. sieht man z. B., dass die Reflexstärke des unverletzten Thieres zu der des geköpften sich wie 38 : 11 verhält. Dagegen war sie bei demselben Thiere nach starker Erregung der Hemmungsmechanismen über 100. Das Einzige, was dem Gesagten zu widersprechen scheint, sind die unter 5. im §. 1. als misslungen bezeichneten Versuche. Der Widerspruch ist hier aber nur scheinbar: es lässt sich in der That denken, dass in diesen vier Fällen die Bestimmung des normalen Reflexvermö-

gens das Thier zu einem solchen Augenblick traf, wo sich seine Hemmungscentra in starker Erregung befanden. Deshalb blieb später der Effect der künstlichen Erregung dieser Centra scheinbar aus.

Die Frage über die weitere Bedeutung der von mir gefundenen Hemmungsmechanismen für das Leben des Thieres will ich jetzt nicht berühren, da die Versuche nur am Frosche angestellt worden sind.

Gedruckt bei Julius Sittenfeld in Berlin.